

# 脯氨酸在植物抗逆中的研究进展

张林, 陈翔, 吴宇, 于敏, 蔡洪梅,  
柳彬彬, 倪芊芊, 刘绿洲, 许辉, 房浩, 李金才\*  
(安徽农业大学 农学院, 安徽 合肥 230036)

**摘要:**脯氨酸(proline, Pro)积累是植物在生物和非生物胁迫下的一种重要的代谢适应性机制,其主要功能作为渗透调节物质,维持细胞内外渗透平衡,增强植物抗逆性。此外在自由基清除、降低细胞酸性及作为金属螯合剂等方面也具有重要作用。本文主要从脯氨酸的合成与降解、关键酶基因研究现状、生物学功能、生理毒性、离子动态平衡、作用机制及其在植物中抗逆表现等方面的研究进行综述,旨在全面了解有关脯氨酸的研究现状,为其在植物抗逆方面的研究提供参考。

**关键词:**脯氨酸;逆境胁迫;抗逆性;作用机制

**中图分类号:**Q945.78 **文献标志码:**A **文章编号:**1673-0143(2023)01-0042-10

**DOI:**10.16389/j.cnki.cn42-1737/n.2023.01.006

## Research Progress of Proline in Plant Stress Resistance

ZHANG Lin, CHEN Xiang, WU Yu, YU Min, CAI Hongmei,  
LIU Binbin, NI Qianqian, LIU Lvzhou, XU Hui, FANG Hao, LI Jincai\*  
(College of Agronomy, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui, China)

**Abstract:** Proline (Pro) accumulation is an essential metabolic adaptation mechanism of plants under biological and abiotic stress. Its primary function is to act as an osmotic regulatory substance, maintain the osmotic balance inside and outside the cell, and enhance plant stress resistance. It also plays a vital role in free radical scavenging, reducing cellular acidity, and acting as a metal-chelating agent. This paper mainly reviewed the synthesis and degradation of proline, the research status of crucial enzyme genes, biological function, physiological toxicity, ion homeostasis, mechanism of action, and its performance of stress resistance in plants, etc., to comprehensively understand the research status of proline and provide a reference for its research on plant stress resistance.

**Key words:** proline; adversity stress; stress resistance; mechanism

**收稿日期:**2022-06-10

**基金项目:**安徽省自然科学基金项目(2008085QC122);安徽省重大科技专项项目(202003b06020021);安徽农业大学智慧农业研究院开放基金课题项目(IAR2021A01);“十四五”安徽省现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目;国家级大学生创新创业训练计划项目(202110364050)

**作者简介:**张林(1997—),男,硕士生,研究方向:作物生理生态。

**\*通信作者:**李金才(1964—),男,教授,博士生导师,研究方向:作物生理生态。E-mail:ljc5122423@126.com

L-脯氨酸简称脯氨酸(proline, Pro),是植物体内重要的渗透调节物质,具有水溶性、水势高和分子量小等特点<sup>[1-2]</sup>。研究<sup>[3-4]</sup>表明,几乎所有的生物和非生物胁迫(低温、高温、高盐、干旱和病虫害等)都会造成植物体内Pro含量的增加,从而在稳定细胞蛋白结构、降低细胞酸性、清除活性氧等方面发挥重要作用,降低逆境胁迫对植物造成的伤害,维持植物正常生长发育。Pro在植物体内的积累主要是由于Pro合成增加、降解减少、利用率下降或蛋白水解引起<sup>[5-6]</sup>,且Pro积累水平因植物种类不同而异,待逆境胁迫解除后,Pro会迅速被分解利用,参与叶绿素等物质的合成,以帮助植物快速恢复生长<sup>[7-8]</sup>。但也有研究<sup>[9-10]</sup>表明,Pro降解过程中会产生有毒物质,使植物体内酶活性降低或完全丧失。此外,正常环境条件下若植物体内Pro积累过多会导致代谢失衡,抑制植物的生长发育,且抑制过程通常与线粒体中活性氧(ROS)代谢失衡导致细胞程序性死亡有关<sup>[11-13]</sup>。

近年来研究<sup>[14-17]</sup>表明,Pro除了在植物渗透调节、自由基清除、逆境胁迫信号物质等方面起着重要作用,同时还参与植物开花及胚胎发育、作为第二信使参与导致应激耐受的信号转导途径<sup>[1,18]</sup>等过程。此外由于Pro与植物抗逆性存在紧密联系,因此一定程度上可作为筛选植物品种抗逆能力强弱的指标之一。本文主要从Pro的合成与降解、关键酶基因研究现状、生物学功能、生理毒性、离子动态平衡、作用机制及其在植物抗逆中的表现等方面的研究进行综述,旨在全面了解Pro的研究现状,为其在植物抗逆方面的研究提供参考。

## 1 概述

### 1.1 脯氨酸在植物体内的合成与降解途径

Pro的合成一般在叶绿体和细胞质中进行,其合成途径主要有两条——谷氨酸途径和鸟氨酸途径,笔者在文献[19]的基础上绘制的合成与降解途径见图1。两条途径的主要区别在于初始底物不同,分别为谷氨酸(Glutamate, Glu)和鸟氨酸(Ornithine, Orn)。Glu途径主要负责胁迫条件下Pro的积累,而Orn途径主要在氮充足条件下起作用,不参与胁迫情况下Pro的积累<sup>[20-21]</sup>。当底物是Glu时,底物在吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)的催化下转化为谷氨酸半醛(GSA),随后GSA自发环化成吡咯啉-5-羧酸(P5C),最后P5C在吡咯啉-5-羧酸还原酶(P5CR)催化下合成Pro<sup>[22]</sup>。当底物是Orn时,底物经鸟氨酸转氨酶( $\delta$ -OAT)催化成GSA,随后合成途径与Glu途径相同<sup>[20]</sup>。

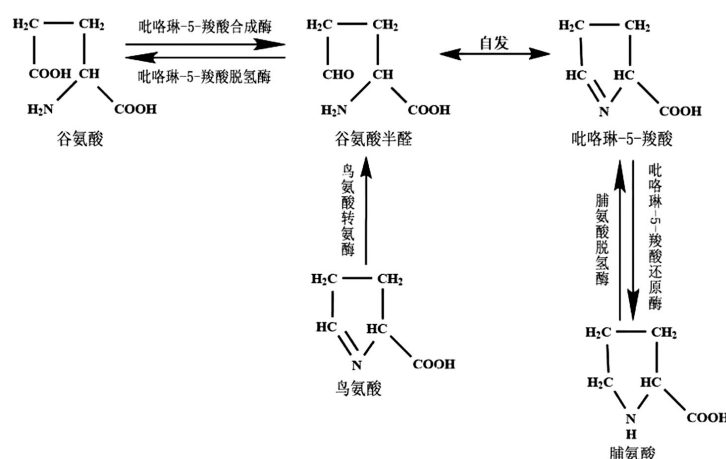


图1 脯氨酸的合成与分解途径

Fig. 1 Synthesis and decomposition of proline

Pro的降解途径一般发生在线粒体中,其降解过程就是Pro合成的逆反应过程。Pro经脯氨

酸脱氢酶(PDH)催化,降解成 P5C,随后 P5C 自发变成 GSA,最后 GSA 由吡咯啉-5-羧酸脱氢酶(P5CDH)催化降解成 Glu<sup>[23]</sup>。

## 1.2 脯氨酸合成与降解酶基因研究现状

高等植物体内参与 Pro 合成代谢的酶主要包括 P5CS、P5CR 和  $\delta$ -OAT;参与 Pro 降解途径的酶主要包括 P5CDH 和 PDH。目前对于脯氨酸合成相关酶基因的研究已经比较深入,但关于降解相关酶基因的研究还较少<sup>[24]</sup>。

研究<sup>[24-25]</sup>表明,P5CS 酶有两个高度同源的调节基因编码(*P5CS1*和*P5CS2*),它们在不同环境条件下的表达具有差异性,且*P5CS*基因可显著提高植物细胞的渗透调节能力。P5CR 存在于植物不同组织的胞质和质体中,在逆境胁迫下可能有助于组织对 RuBisco 酶的光抑制伤害,同时植物体内的 P5CR 活性与底物 P5C 密切相关<sup>[26]</sup>。 $\delta$ -OAT 基因报道较少,该基因在逆境条件下高量表达,不受 Pro 的反馈抑制<sup>[27]</sup>。而酶 P5CDH 由单基因编码,且该基因对 Pro 以及其他中间产物敏感,P5C 的累积可能是诱导脯氨酸降解的原因<sup>[24]</sup>。正常条件下,Pro 作为反馈调节物质抑制合成酶基因表达,诱导 *ProDH* 基因的表达,但在逆境胁迫条件下却相反,从而在植物体内积累 Pro 而起到抵抗逆境胁迫的作用<sup>[28]</sup>。

## 1.3 逆境胁迫下植物脯氨酸积累的生物学功能

研究<sup>[15,29]</sup>表明,植物在遭受逆境胁迫时体内会大量积累 Pro,从而提高植物对逆境胁迫的适应能力。首先 Pro 作为重要的渗透调节物质,在降低植物细胞水势,增强植物吸水 and 保水能力,从而在保护细胞渗透平衡和亚细胞结构稳定方面具有重要作用;其次 Pro 作为抗氧化剂,可清除植物体内过多的阴离子自由基( $O_2^{\cdot-}$ )、羟自由基( $\cdot OH$ )等 ROS,且具有多种清除机制,从而在调控植物细胞 ROS 平衡方面发挥重要作用<sup>[24]</sup>;此外,Pro 还可作为能量库,每氧化 1 分子 Pro 可产生 30 分子 ATP,从而为逆境胁迫后植物恢复生长提供能量<sup>[30]</sup>。

## 1.4 逆境胁迫下植物脯氨酸过度积累所产生的生理毒性

虽然植物在逆境胁迫下积累 Pro 能够增强抗逆能力,但超过一定阈值后会表现出明显的毒害效应。前人研究发现使用浓度大于 10 mmol/L 的 Pro 对拟南芥和番茄幼苗进行处理后,其叶绿体结构均被破坏,进而生长发育受到抑制<sup>[29,31-32]</sup>。这可能是因为植物细胞积累大量 Pro 后,其代谢过程中不断向线粒体呼吸链输送电子,导致呼吸链电子超载而外渗,从而产生大量 ROS 破坏蛋白质等生物大分子的结构<sup>[33-35]</sup>。同时也有研究表明增加外源葡萄糖溶液可导致植物内部 Pro 浓度变化,从而改变 Pro 毒性强度,且 P5C 是 Pro 诱导细胞死亡的效应器<sup>[36]</sup>。

## 1.5 逆境胁迫下植物体内脯氨酸动态离子平衡的调控

目前虽然关于 Pro 在逆境胁迫下积累已被认为是植物耐受胁迫的重要适应机制,但关于逆境胁迫下 Pro 稳态机制仍知之甚少。Ren 等<sup>[37]</sup>鉴定了一种线粒体蛋白 DFR1,该蛋白参与抑制拟南芥中的 Pro 降解,且与 Pro 降解酶 PDH1/2 和 P5CDH 相互作用影响其活性。遗传分析表明 DFR1 作用于 PDH1/2 和 P5CDH 的上游,积极调控 Pro 的积累,同时在逆境胁迫下,DFR1 与 PDH1/2 和 P5CDH 相互作用从而维持 Pro 的稳态,进而增加了植物对干旱胁迫和低温冻害的抵抗能力。但逆境胁迫后,DFR1 表达会迅速下调,释放 PDH 和 P5CDH 的活性,降解多余的 Pro 促进压力恢复。此外,通过对 DFR1 进行选择性剪切得到 DFR1.1 和 DFR1.2 两种亚型,并证明 DFR1.1 是 DFR1 基因座的主要转录本,但是目前关于 DFR1 全部功能还需进一步深入研究。

# 2 脯氨酸在植物胁迫中的抗逆作用

## 2.1 高温胁迫

高温胁迫可分为短期高温胁迫和长期高温胁迫,前者更容易造成直接伤害,后者倾向于产生

对植物的间接伤害<sup>[38]</sup>。究其原因可能是长期高温胁迫使植物在逆境前期形成相应的适应机制;而在短期高温胁迫下,植物受到的伤害较突然,来不及形成适应机制。因此研究高温胁迫对植物生长发育及生理生化的影响,有助于阐明植物耐热机制及采取有效措施减轻高温伤害,而Pro在缓解高温胁迫对植物产生不利影响的方面具有重要作用<sup>[39]</sup>。

张琨等<sup>[40]</sup>研究发现高温胁迫下菜心幼苗叶片Pro含量迅速升高,从而提高了菜心对高温胁迫的耐受性。此外方芳等<sup>[41]</sup>选取耐热型和热敏感型玉米品种,利用qRT-PCR技术对Pro合成、降解途径的关键酶基因及热激蛋白基因在高温胁迫下的表达特性进行分析,发现它们大部分均受热胁迫诱导,且热敏感型品种的基因表达量显著低于耐热型,表明高温胁迫下Pro含量的积累是玉米幼苗耐热性形成的响应机制。此外,在高温胁迫下对白菜薹喷施外源Pro可提高其生长指标和抗性生理指标,从而缓解高温胁迫所造成的伤害<sup>[42]</sup>。

## 2.2 低温胁迫

低温作为植物生长发育过程中主要逆境胁迫因子之一,不仅影响植物的正常生长发育,而且对植物的地理分布也有决定性作用<sup>[43]</sup>。低温胁迫以0℃为界限可分为高于0℃的冷害和低于0℃的冻害<sup>[38]</sup>。低温环境会导致植物形态改变、细胞代谢紊乱、自由基大量积累等,严重时会造成植物死亡<sup>[44]</sup>。

Siddig等<sup>[45]</sup>研究发现低温胁迫下植物原生质体会出现脱水症状,从而引发体内Pro的积累来降低植物冰点,减少低温对植物细胞造成的伤害。刘南清等<sup>[46]</sup>研究发现不同基因型假俭草品种叶片内的Pro含量随着低温胁迫的加重而快速增加,且耐寒性较强的品种Pro含量显著高于耐寒性较差的品种。也有研究<sup>[47]</sup>发现通过对垂穗披碱草叶面喷施外源Pro后,其叶片中APX、CAT、FeSOD、MnSOD等基因的表达水平出现不同程度的上升,表明通过外源施用Pro来调节抗氧化酶相关基因的表达能缓解低温对植物的伤害。更为重要的是,无论是在低温胁迫下还是在低温与其他胁迫的交叉环境下,多数植物体内均保持较高的Pro含量,以此来增强植物的抗逆能力<sup>[3,48]</sup>。

## 2.3 水分胁迫

水分胁迫是植物生长发育面临的自然灾害之一,干旱、淹水、冰冻等都能引起水分胁迫<sup>[49-51]</sup>。水分胁迫对植物造成的伤害主要集中在形态特征和生理生化特性上,体现在叶片卷曲、萎蔫、生物量下降、细胞膜透性及抗氧化特性等方面<sup>[52]</sup>。而以Pro为代表的渗透调节物质能够缓解水分胁迫对植物造成的伤害,从而维持植物细胞膨压和正常生理活动<sup>[53]</sup>。

罗巧玉等<sup>[54]</sup>研究发现在不同水分胁迫梯度下,发草叶片能快速积累Pro以此来缓解水分胁迫带来的损伤,增强对逆境的抵抗能力。温晓晴等<sup>[55]</sup>研究发现合理施用钾肥对于干旱胁迫下甘蔗植株体内游离Pro合成关键酶P5CS、 $\delta$ -OAT的活性有显著影响,从而促进其体内Pro含量积累。陈月等<sup>[56]</sup>研究发现在水分胁迫下,杭白菊通过上调Pro合成酶基因表达量,促进Pro的积累,表明杭白菊可通过启动渗透调节机制以适应水分胁迫,从而提高其抗逆能力。此外,由于抗旱性强的品种往往积累较多的Pro,因此Pro含量的变化可作为植物抗旱能力强弱的重要鉴定指标<sup>[57-58]</sup>。

## 2.4 盐碱胁迫

土壤盐碱化作为全球性生态环境恶化的原因之一,严重影响作物生长发育、产量及品质的形成<sup>[59]</sup>。盐碱胁迫会对植物产生渗透胁迫、活性氧胁迫和离子毒害等,也会影响植物渗透调节机制,造成植物生长受限甚至死亡<sup>[60]</sup>。

曾长立等<sup>[61]</sup>研究发现盐胁迫下外源水杨酸能显著提高辣椒幼苗的形态建成指标和Pro含量,从而增强其抗逆能力。刘建新等<sup>[62]</sup>研究发现高浓度盐碱胁迫下裸燕麦叶片Pro含量提高幅

度大于低浓度胁迫,并且通过对 Pro 合成途径关键酶的测定,发现高浓度胁迫下 Pro 合成以 Glu 途径为主,低浓度胁迫以 Orn 途径为主。此外,将拟南芥 *AtMYB44* 基因转入大豆中,发现转基因大豆表现出增强盐/碱胁迫的耐受性<sup>[63]</sup>。同时在多种植物如水稻<sup>[64]</sup>、大豆<sup>[65]</sup>、烟草<sup>[66]</sup>等中过表达 *AtNHX5* 基因,都可在一定程度上提高转基因植株的耐盐能力。

## 2.5 生物胁迫

植物生长过程中往往伴随着多种多样的病原微生物和病原菌,因而影响植物生长发育,降低作物产量<sup>[67]</sup>。但是在长期进化过程中,植物体已形成一系列复杂的抗病机制来抵御病原微生物和病原菌的侵染,从而减轻病害对植物造成的伤害<sup>[68]</sup>。

高宁馨等<sup>[69]</sup>将核盘菌菌株接种到不同抗性的油菜品种中,发现不同油菜品种接种发病后 Pro 含量都上升,且抗病品种明显高于感病品种。李亚等<sup>[70]</sup>研究发现不同品种的核桃在受到病原菌侵染后,其叶片 Pro 含量均有不同程度的提高,且抗性品种所积累的 Pro 要高于敏感性品种。可见,Pro 在不同病虫害的抗病机制上具有类似的结果,因此可作为植物抗病性的一种生理生化指标,用来鉴定植物对病原菌的抗性程度。

## 2.6 重金属胁迫

重金属是一种逆境胁迫因子,广泛存在于地表水及土壤中,长期重金属毒害会影响植物生长发育,降低产量和品质,且重金属污染不能被生物降解,影响周期长<sup>[71-72]</sup>。同时当植物体内重金属元素浓度过高时会产生拮抗作用,影响对必需元素的吸收,甚至导致植物死亡<sup>[73]</sup>。另外,即使如 Fe、Mn 和 Zn 等植物生长必需元素在植物体内浓度过高时,也会对植物产生不利影响<sup>[74-75]</sup>。

陶月等<sup>[76]</sup>研究发现在重金属铅和镉复合胁迫下洋甘菊体内 Pro 含量随浓度的升高而增大,且当植物受害程度超过一定阈值时,会对植物造成不可逆的伤害。Gohari 等<sup>[77]</sup>的试验证明随着土壤中  $Pb^{2+}$  浓度的逐渐增大,油菜地上部和根部 Pro 含量也随之增加。此外,关于 Pro 累积是植物受重金属损伤的症状<sup>[78]</sup>,还是保护植物免受重金属毒害的因素,尚未有明确结论<sup>[79-83]</sup>。

## 2.7 臭氧和紫外线胁迫

近年来,随着环境污染日益严重,使得臭氧层日渐稀薄乃至出现臭氧层空洞,大气中的紫外线辐射大量增加,严重影响到植物正常生命活动<sup>[84-86]</sup>。植物在受到臭氧或紫外线胁迫时,生理上会产生一系列变化,如渗透调节物质变化、膜系统变化等。

张越等<sup>[84]</sup>研究发现随着臭氧浓度的增加,山杜英幼苗 Pro 含量呈现下降趋势,表明臭氧浓度过高时会破坏植物细胞和酶结构,阻碍 Pro 的合成,使植物渗透调节能力下降。古红梅等<sup>[87]</sup>研究发现小麦在受到紫外线辐射胁迫后体内 Pro 含量显著升高,从一定程度上说明这是植物受到紫外线辐射胁迫后的一种防御机制。

## 2.8 农药胁迫

农药是现代农业生产中作为防治病虫害的一类不可或缺的化学或生物制剂,然而对于植物来说,农药同样也是一种异源有毒物质,不合理或过量使用农药会对植物造成胁迫,影响植物正常生理代谢功能<sup>[88-89]</sup>。

Pro 在植物对农药胁迫下的响应机制中具有重要作用。曲爱军等<sup>[90]</sup>研究发现在农药胁迫下大叶黄杨叶片 Pro 含量显著增加,表明农药可能对黄杨叶片细胞膜造成一定程度破坏。刘新宇等<sup>[91]</sup>研究发现对经农药处理过的番茄外源喷施 Pro 可显著激活番茄的解毒系统,促进农药降解代谢,降低番茄体内残留的农药含量。因此,农药与其他胁迫因子一样,会对植物的生理生化反应产生影响,进一步深入研究 Pro 对于农药胁迫的解毒效应,可能对揭示农药 3R(抗性、残留、再度猖獗)问题具有重要意义<sup>[90]</sup>。

### 3 展望

Pro作为一种对各种逆境都较敏感的渗透调节物质,在保护植物免受胁迫损伤方面发挥重要作用。目前尽管Pro在提高植物抗逆性方面的研究已取得较大进展,但要彻底阐明逆境下Pro调控的代谢机理、信号转导和分子机理等问题,仍需做进一步深入研究。近年来随着基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学的快速发展,现代分子生物学技术被广泛应用于提高植物抗逆性的研究,这对阐明Pro在逆境胁迫下积累和调控机制等具有重要意义。同时,通过Pro代谢工程来提高植物的抗逆性将成为未来的一个研究热点,这不仅可为改良植物抗逆性提供方法,也为通过Pro代谢工程来控制植物开花时间或提高对某些病原体的防御能力成为可能<sup>[92]</sup>。因此,Pro的作用具有多面性,阐明Pro调控机理对于植物生长发育及提高植物抗逆性具有重要作用,未来还需做进一步深入研究。

#### 参考文献 (References)

- [1] HAYAT S, HAYAT Q, ALYEMENI M N, et al. Role of proline under changing environments [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(11):1456–1466.
- [2] 王佐成,喻小继,闫红彦,等. 脯氨酸分子的手性转变机理及水的作用[J]. *武汉大学学报(理学版)*, 2017, 63(4):317–324.
- [3] BOUDMYXAY K, 沈镭, 钟帅, 等. 脯氨酸引发提高烟草种子和幼苗抗逆性及其与抗氧化系统的关系[J]. *山西农业科学*, 2019, 47(1):39–48.
- [4] 赵小强, 钟源, 周文期, 等. 外源脯氨酸诱导提高玉米对低温胁迫的生理响应[J/OL]. *分子植物育种*:1–15 (2021–08–20)[2023–01–11]. <https://tsgvpn.jhun.edu.cn:8000/rwt/CNKI/http/NNYHGLUDN3WXT-LUPMW4A/kcms/detail/46.1068.S.20210820.1341.015.html>.
- [5] KAUR G, ASTHIR B. Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance [J]. *Biologia Plantarum*, 2015, 59(4):609–619.
- [6] KISHOR P B K, SANGAM S, AMRUTHA R N, et al. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance [J]. *Current Science*, 2004, 88(3):424–438.
- [7] TROTEL-AZIZ P, NIOGRET M F, DELEU C, et al. The control of proline consumption by abscisic acid during osmotic stress recovery of canola leaf discs [J]. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(2):213–221.
- [8] MWENYE O J, VAN RENSBURG L, VAN BILJON A, et al. The role of proline and root traits on selection for drought-stress tolerance in soybeans: a review [J]. *South African Journal of Plant & Soil*, 2016, 33(4):245–256.
- [9] HELLMANN H, FUNCK D, FROMMER R. Hypersensitivity of an arabidopsis sugar signaling mutant toward exogenous proline application [J]. *Plant Physiology*, 2000, 123(2):779–790.
- [10] DEUSCHLE K, FUNCK D, HELLMANN H, et al. A nuclear gene encoding mitochondrial  $\Delta^1$ -pyrroline-5-carboxylate dehydrogenase and its potential role in protection from proline toxicity [J]. *Plant*, 2001, 27(4):345–355.
- [11] 苏贝贝, 刘佳, 李琳琳, 等. 外源脯氨酸对高温胁迫下半夏抗氧化酶活性及光合特性的影响[J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2015, 37(12):34–39.
- [12] DEUSCHLE K, FUNCK D, FORLANI G, et al. The role of  $\Delta^1$ -pyrroline-5-carboxylate dehydrogenase in proline degradation [J]. *Plant Cell*, 2004, 16:3413–3425.
- [13] CHEN J, ZHANG Y, WANG C, et al. Proline induces calcium-mediated oxidative burst and salicylic acid signaling [J]. *Amino Acids*, 2011, 40(5):1473–1484.
- [14] MATTIOLI R, MARCHESE D, ANGELI S D, et al. Modulation of intracellular proline levels affects flow-

- ering time and inflorescence architecture in *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2008, 66(3): 277–288.
- [15] MATTIOLI R, COSTANTINO P, TROVATO M. Proline accumulation in plants: not only stress [J]. *Plant Signal Behav*, 2009, 4(11): 1016–1018.
- [16] MATTIOLI R, FALASCA G, SABATINI S, et al. The proline biosynthetic genes P5CS1 and P5CS2 play overlapping roles in *Arabidopsis* flower transition but not in embryo development [J]. *Physiol Plant*, 2009, 137(1): 72–85.
- [17] FUNCK D, WINTER G, BAUMGARTEN L, et al. Requirement of proline synthesis during *Arabidopsis* reproductive development [J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 191.
- [18] LIANG X, ZHANG L, NATARAJAN S K, et al. Proline mechanisms of stress survival [J]. *Antioxid Redox Signal*, 2013, 19(9): 998–1011.
- [19] 许祥明, 叶和春, 李国凤. 脯氨酸代谢与植物抗渗透胁迫的研究进展[J]. *植物学通报*, 2000(6): 536–542.
- [20] TAVAKOLI M, POUSTINI K, ALIZADEH H. Proline accumulation and related genes in wheat leaves under salinity stress [J]. *Journal of Agricultural Science & Technology*, 2016, 18: 707–716.
- [21] DELAUNEY A J, HU C, KISHOR P, et al. Cloning of ornithine delta-aminotransferase cDNA from *Vigna aconitifolia* by trans-complementation in *Escherichia coli* and regulation of proline biosynthesis [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1993, 268(25): 18673–18678.
- [22] VERBRUGGEN N, HERMANS C. Proline accumulation in plants: a review [J]. *Amino Acids*, 2008, 35: 753–759.
- [23] SZOKE A, MIAO G H, HONG Z, et al. Subcellular location of delta-pyrroline-5-carboxylate reductase in root/nodule and leaf of soybean [J]. *Plant Physiol*, 1992, 99: 1642–1649.
- [24] 焦蓉, 刘好宝, 刘贯山, 等. 论脯氨酸累积与植物抗渗透胁迫[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(7): 216–221.
- [25] TURCHETTO-ZOLET A C, MARGIS-PINHEIRO M, MARGIS R. The evolution of pyrroline-5-carboxylate synthase in plants: a key enzyme in proline synthesis [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2009, 281(1): 87–97.
- [26] HUA X J, COTTE B V D, VERBRUGGEN M N. Developmental regulation of pyrroline-5-carboxylate reductase gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 1997, 114(4): 1215–1524.
- [27] 赵瑞雪, 朱慧森, 程钰宏, 等. 植物脯氨酸及其合成酶系研究进展[J]. *草业科学*, 2008, 25(2): 90–97.
- [28] YOSHU Y, TOMOHIRO K, KAZUO N, et al. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress [J]. *Plant & Cell Physiology*, 1997, 38(10): 1095–1102.
- [29] TROVATO M, MATTIOLI R, COSTANTINO P. Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development [J]. *Rendiconti Lincei*, 2008, 19(4): 325–346.
- [30] 朱虹, 祖元刚, 王文杰, 等. 逆境胁迫条件下脯氨酸对植物生长的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2009, 37(4): 86–89.
- [31] ROBERTO M, DANIELE M, SIMDNE D A, et al. Modulation of intracellular proline levels affects flowering time and inflorescence architecture in *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2008, 66(3): 377–388.
- [32] HEUER B. Influence of exogenous application of proline and glycinebetaine on growth of salt-stressed tomato plants [J]. *Plant Science*, 2003, 165(4): 693–699.
- [33] NANJO T, FUJITA M, SEKI M, et al. Toxicity of free proline revealed in an *Arabidopsis* T-DNA-tagged mutant deficient in proline dehydrogenase [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2003, 44(5): 541–548.
- [34] HOQUE M A, BANU M, OKUMA E, et al. Exogenous proline and glycinebetaine increase NaCl-induced ascorbate-glutathione cycle enzyme activities, and proline improves salt tolerance more than glycinebetaine in tobacco Bright Yellow-2 suspension-cultured cells [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(11): 1457–1468.
- [35] HOQUE M A, OKUMA E, BANU M, et al. Exogenous proline mitigates the detrimental effects of salt

- stress more than exogenous betaine by increasing antioxidant enzyme activities [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(5):553–561.
- [36] MARTIN T, HELLMANN H, SCHMIDT R, et al. Identification of mutants in metabolically regulated gene expression [J]. *Plant Journal*, 1997, 11:53–62.
- [37] REN Y, MIAO M, MENG Y, et al. DFR1—Mediated inhibition of proline degradation pathway regulates drought and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Cell Reports*, 2018, 23(13):3960–3974.
- [38] 魏婧,徐畅,李可欣,等. 超氧化物歧化酶的研究进展与植物抗逆性[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(12):2571–2584.
- [39] 张天鹏,杨兴洪. 甜菜碱提高植物抗逆性及促进生长发育研究进展[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(11):1955–1962.
- [40] 张琨,王琦,张玫云. 高温胁迫时长对菜心幼苗生理指标的影响研究[J]. *上海蔬菜*, 2021(4):77–79,85.
- [41] 方芳,何序晨,张志豪,等. 玉米自交系苗期对高温胁迫的响应机制及其抗逆性[J]. *浙江农业学报*, 2019, 31(7):1045–1056.
- [42] 庄泽鑫,周玲艳,潘伟明. 热胁迫下添加脯氨酸对菜心生长和生理生化特性的影响[J]. *农业与技术*, 2020, 40(20):12–15.
- [43] LIU Z, JIA Y, DING Y, et al. Plasma membrane CRPK1—mediated phosphorylation of 14–3–3 proteins induces their nuclear import to fine—tune CBF signaling during cold response [J]. *Molecular Cell*, 2017, 66(1):117–128.
- [44] HASSAN M A, XIANG C, FAROOQ M, et al. Cold stress in wheat: Plant acclimation responses and management strategies [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:676884.
- [45] SIDDIG K, EBERT G, LADDERS P. Tamarind (*Tamarindus indica* L.): a review on a multipurpose tree with promising future in the Sudan [J]. *Angewandte Botanik*, 2012, 73(5/6):202–205.
- [46] 刘南清,林绍艳,沈益新. 假俭草叶片渗透调节物质含量对冬前低温的响应及其与低温伤害的关系[J]. *草业学报*, 2019, 28(3):122–130.
- [47] 普布卓玛,其美拉姆,李丹丹,等. 外源脯氨酸对低温胁迫下西藏野生垂穗披碱草幼苗生长和抗氧化酶相关基因表达的影响[J]. *草地学报*, 2020, 28(3):589–596.
- [48] 吴雪霞,朱宗文,许爽,等. 低温胁迫及恢复对茄子幼苗活性氧代谢和渗透调节物质含量的影响[J]. *江西农业学报*, 2016, 28(7):17–21.
- [49] 李铂,何懿菡,王楠,等. 水分胁迫对陕产重楼保护酶活性和渗透调节物质的影响[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(17):57–61.
- [50] DAS B, PADHIARY A K, BEHERA S, et al. Biochemical changes in some rice varieties in response to waterlogged and submerged conditions [J]. *International Journal of Pure & Applied Bioscience*, 2017, 5(5):972–978.
- [51] MOUKHTARI A E, CABASSA—HOURTON C, FARISSI M, et al. How does proline treatment promote salt stress tolerance during crop plant development? [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:1127.
- [52] 薛静怡,彭亚军,杨浩娜,等. 水分胁迫影响农田杂草生长发育的研究概述[J]. *湖南农业科学*, 2019(9):119–122.
- [53] XU L, HAN L, HUANG B. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves of kentucky bluegrass in response to drought and post—drought recovery [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2011, 136(4):247–255.
- [54] 罗巧玉,陈志,马永贵,等. 水分胁迫下发草(*Deschampsia caespitosa*)叶片脯氨酸及其代谢产物变化[J]. *生态学报*, 2022, 42(9):3546–3556.
- [55] 温晓晴,杨善,周鸿凯,等. 2种水分条件下钾肥对甘蔗叶片脯氨酸合成积累的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2016, 44(7):109–114.
- [56] 陈月,孙宪芝,杨景慧,等. 水分胁迫下嫁接对杭白菊渗透调节物质及相关代谢酶基因表达的影响[J]. 植

- 物生理学报, 2018, 54(5): 895—903.
- [57] 孟军, 吴迪, 夏志林, 等. 干旱胁迫下烟草脯氨酸杂种优势及相关基因差异表达分析[J]. 中国烟草科学, 2018, 39(2): 1—7.
- [58] 谭景晨, 赵丽丽, 张淑炜, 等. 干旱胁迫对葛藤种苗生理特性的影响[J]. 农业与技术, 2020, 40(22): 17—20.
- [59] 张天俊, 高凯, 李威, 等. 盐碱胁迫对苗期菊芋叶绿素、脯氨酸及  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  含量的影响[J]. 草原与草坪, 2021, 41(1): 132—138.
- [60] 张婷婷, 杨美英, 王春红, 等. 盐碱胁迫下不同水稻品种渗透调节物质及相关基因的变化[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(4): 9—15.
- [61] 曾长立, 陈禅友. 外源水杨酸降低辣椒幼苗盐害的生理效应[J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(11): 32—37.
- [62] 刘建新, 王金成, 刘秀丽. 盐碱混合胁迫对裸燕麦幼苗叶片脯氨酸和多胺代谢的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(11): 2974—2982.
- [63] SEO J S, SOHN H B, NOH K, et al. Expression of the *Arabidopsis* AtMYB44 gene confers drought/salt-stress tolerance in transgenic soybean [J]. *Molecular Breeding*, 2012, 29(3): 601—608.
- [64] DAI X, XU Y, MA Q, et al. Overexpression of an R1R2R3 MYB Gene, OsMYB3R-2, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(4): 1739—1751.
- [65] 杨权, 王月月, 刘炎光, 等. 大豆子叶节遗传转化体系优化及抗逆基因 AtNHX5 的转化研究[J]. 大豆科学, 2015, 34(2): 205—211.
- [66] 林小洁, 李洪清. 转拟南芥 AtNHX5 基因烟草的耐盐性研究[J]. 北方园艺, 2011(9): 123—126.
- [67] WILLIAMSON B, TUDZYNSKI B, TUDZYNSKI P, et al. Botrytis cinerea: the cause of grey mould disease [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2007, 8(5): 561—580.
- [68] 丁志祥, 姚永红, 敬廷桃, 等. 植物诱导抗病性及其在果蔬上的初步应用概述[J]. 南方农业, 2016, 10(10): 70—73.
- [69] 高宁馨, 母玉翠, 蒋冰心, 等. 不同油菜品种对菌核病抗病性差异的生理生化分析[J]. 安徽农业大学学报, 2012, 39(5): 672—676.
- [70] 李亚, 韩颖, 杨斌, 等. 黄单胞杆菌侵染后不同品种核桃抗病性相关生理指标的测定[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2020, 49(4): 453—458.
- [71] 王萍, 张兴旭, 赵晓静, 等. 重金属胁迫对醉马草生长及生理生化指标的影响[J]. 草业科学, 2014, 31(6): 1080—1086.
- [72] MUHAMMAD D, CHEN F, ZHAO J, et al. Comparison of EDTA- and citric acid-enhanced phytoextraction of heavy metals in artificially metal contaminated soil by *Typha angustifolia* [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2009, 11(6): 558—574.
- [73] 葛坤, 王培军, 邵海林, 等. 重金属胁迫对植物生理生化的影响及其抗性机理研究[J]. 山西林业科技, 2021, 50(3): 43—46.
- [74] MULLER C, SILVEIRA S F, MENEZES-DALOSO D, et al. Ecophysiological responses to excess iron in lowland and upland rice cultivars [J]. *Chemosphere*, 2017, 189: 123—133.
- [75] BHATTI S S, SAMBYAL V, NAGPAL A K. Analysis of genotoxicity of agricultural soils and metal (Fe, Mn, and Zn) accumulation in crops [J]. *International Journal of Environmental Research*, 2018, 12(4): 439—449.
- [76] 陶月, 郭荣慧, 范铭, 等. 复合重金属铅和镉胁迫对洋甘菊生理指标的影响[J]. 中国林副特产, 2020(3): 5—7, 10.
- [77] GOHARI M, HABIB-ZADEH A R, KHAYAT M. Assessing the intensity of tolerance to lead and its effect on amount of protein and proline in root and aerial parts of two varieties of rape seed (*Brassica napus* L.)

- [J]. Journal of Basic and Applied Scientific Research, 2012, 2(1): 935—938.
- [78] LUTTS S, KINET J M, BOUHARMONT J. Effects of various salts and of mannitol on ion and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza sativa* L.) callus cultures [J]. Journal of Plant Physiology, 1996, 149: 186—195.
- [79] MEHTA S K, GAUR J P. Heavy metal—induced proline accumulation and its role in ameliorating metal toxicity in *Chlorella vulgaris* [J]. New Phytologist, 1999, 143: 253—259.
- [80] SIRIPORNADULSIL S, TRAIN S, VERMA D P S, et al. Molecular mechanisms of proline—mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae [J]. Plant Cell, 2002, 14: 2837—2847.
- [81] SCHAT H, SHARMA S S, VOOIJS R. Heavy metal—induced accumulation of free proline in a metal—tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris* [J]. Plant Physiology, 1997, 101: 477—482.
- [82] SHAH K, DUBEY R S. Effect of cadmium on proline accumulation and ribonuclease activity in rice seedlings: role of proline as a possible enzyme protectant [J]. Biologia Plantarum, 1998, 40: 121—130.
- [83] ZENGIN F K, MUNZUROGLU O. Effect of some heavy metals on content of chlorophyll, proline and some antioxidant chemicals in bean seedling [J]. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 2005, 47: 157—164.
- [84] 张越,董喜光,薛立,等. 臭氧胁迫对山杜英幼苗生理的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(9): 97—103.
- [85] 李寒娥,李秉洵. 交通环境与城市重金属铅和镉的关系[J]. 交通环保, 2001, 22(5): 10—14.
- [86] 王铸豪. 植物与环境[M]. 北京: 科学出版社, 1986: 131—157.
- [87] 古红梅,翟亚欣. 钼缓解紫外线与镉复合胁迫小麦幼苗的效应研究[J]. 周口师范学院学报, 2018, 35(5): 69—71, 75.
- [88] 李海峰,王瑞华,韩琛. 农药胁迫对植物抗氧化系统的研究现状[J]. 农产品加工, 2018(3): 59—62.
- [89] XIAO J X, YUE Y H, LI W, et al. Pesticides—induced depression of photosynthesis was alleviated by 24—epibrassinolide pretreatment in *Cucumis sativus* L. [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2006, 86(1): 42—48.
- [90] 曲爱军,郭丽红,孙绪良,等. 农药胁迫对大叶黄杨SOD和脯氨酸含量的影响[J]. 农药, 2006(1): 35—37.
- [91] 刘新宇,陈鹏,张光辉,等. 外源脯氨酸对番茄体内残留百菌清降解的调控作用[J]. 浙江农业学报, 2020, 32(3): 437—446.
- [92] SAIBI W, FEKI K, YACOUBI I, et al. Bridging between proline structure, functions, metabolism, and involvement in organism physiology [J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2015, 176(8): 2107—2119.

(责任编辑:胡燕梅)